

# Der Wasserhaushalt des Kleinen Igel-Tanrek (*Echinops telfairi* Martin, 1838)<sup>1</sup>

Von E. KULZER und G. KOCH

Aus dem Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie der Universität Tübingen —  
Arbeitsgruppe Physiologische Ökologie

Eingang des Ms. 3. 4. 1975

Igel-Tanreks gibt es auf Madagaskar in nahezu allen klimatischen Zonen (HERTER 1962a; GOULD und EISENBERG 1966). Von Mai bis Oktober (Südwinter) schlafen sie im Torporzustand in unterirdischen Höhlen (HERTER 1962b). Die beiden Arten *Centetes ecaudatus* und *Setifer setosus* hat KAYSER (1961) deshalb auch als „Winterschläfer“ bezeichnet. HILDWEIN (1964, 1970) fand jedoch, daß für beide Arten Umgebungstemperaturen um 15° C bereits kritisch sind. In einer Untersuchung über die Temperaturregulation des kleinen Igel-Tanrek konnte SCHOLL (1974) durch telemetrische Registrierung ein tägliches Absinken der Körpertemperatur schon bei Außentemperaturen von 20–26° C nachweisen. Erst bei noch tieferen Umgebungstemperaturen (17° C) kann die allabendliche „spontane“ Erwärmung des Körpers ausfallen und einer mehrtägigen Torporperiode weichen. Bei 15° C geht auch beim kleinen Igel-Tanrek die Fähigkeit zur Temperaturregulation schrittweise verloren; die vollständige Wiedererwärmung des Körpers gelingt nicht mehr ohne künstliche Wärmezufuhr. Bei 11° C entfällt jedes Anzeichen des spontanen Erwachens in den Abendstunden. Da hier jedoch erst der eigentliche Temperaturbereich des klassischen Winterschlafes beginnt, können die Tanreks nicht als Winterschläfer bezeichnet werden. Ihr circadian- und jahreszeitlich festgelegter Torpor entspricht eher dem Zustand der Aestivation (HUDSON und BARTHOLOMEW 1964). Die Tanreks sparen dabei nicht nur an Energie, sie senken auch in erheblichem Maße ihren Wasserbedarf. Gerade dies ist eine wichtige Voraussetzung für ihre Ausbreitung in den Trockengebieten. Wir untersuchten aus diesem Grunde den Wasserhaushalt und prüften unter simulierten Freilandbedingungen ob und wie lange die Tanreks auch unter Trockenbedingungen ihren Wasserhaushalt ausgleichen können.

## Material und Methoden

Vier adulte Igel-Tanreks (3 ♂♂ und 1 ♀) wurden einzeln in Käfigen (70×50×40 cm) bei Raumtemperaturen zwischen 22–25° C (Feuchte 30–60 %) und einem LD-Wechsel 12:12 oder unter Naturtagbedingungen gehalten. Sie erhielten täglich eine Diät aus Mehlkäferlarven, Wüstenheuschrecken, verschiedenem Obst und ein Vitaminpräparat. Trinkwasser stand unter normalen Versuchsbedingungen stets zur Verfügung. Die meisten Versuche wurden in einer Temperaturkammer durchgeführt. Die histologischen Schnitte stellten wir aus bouinfixiertem Material her. Urin und Kotproben wurden über 24 Stunden gesammelt; frische

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Herrn Direktor Dr. NEUGEBAUER, Wilhelma Stuttgart, und Herrn Dr. ISSEL, Naturkundemuseum Augsburg, danken wir herzlich für die Überlassung von Versuchstieren. Für die Bestimmung der Elektrolyte und des Harnstoffs danken wir allen Mitarbeitern im Labor der Medizinischen Klinik der Universität Tübingen.

Proben erhielten wir von den ungestörten Tieren in der Regel in den Vormittagsstunden. Um Kot und Urin sicher voneinander zu trennen, wurden die Tanreks in zylindrische Drahtkäfige gesetzt; der Urin gelangte von hier aus in einen Glasrichter; der Kot wurde von einer Drahtspirale zurückgehalten. Wir bestimmten den Wassergehalt in frischem Kot (Trocknung bei 100° C bis Gewichtskonstanz) und berechneten daraus den Wasserverlust im 24-Stunden-Kot. Der Urin wurde in einem Auffanggefäß unter Paraffinöl gesammelt und bei 4° C bis zur Analyse aufbewahrt. Die Osmolarität wurde durch Kryoskopie (Osmometer von KNAUER) ermittelt. Die Bestimmung der Elektrolyte erfolgte mit einem Flammenphotometer (EPPENDORF), die Chlorid-Analyse durch potentiometrische Titration. Die Harnstoffmessungen wurden nach der BUN-Methode in einem Autoanalyzer (TECHNICON) vorgenommen. Im Zusammenhang mit dem O<sub>2</sub>-Verbrauch bestimmten wir die Wasserverluste durch die Atmung und durch die Haut (Oxytest, HARTMANN und BRAUN, BECKMAN Oxygen Analyzer Model G 2) in jeweils 1stündigen und 24stündigen Perioden (Luftdurchgang durch die Atmungsküvette 25 l/h). Atmungskammer und Trocknungsgefäße (CaCl<sub>2</sub>) für die Atmungsluft standen in einem Temperaturschrank. Die bei der Atmung und bei der Verdunstung durch die Haut abgegebene Wassermenge wurde in zwei hintereinander geschalteten Trocknungsgefäßen aufgefangen und gewogen. Im Kontrollversuch wurde der restliche Wasserdampfgehalt der vorge-trockneten Luft ermittelt. Am Boden der Atmungskammer befand sich eine Schicht Paraffinöl, um Urin aufzufangen. Das Versuchstier konnte sich darüber auf einem Drahtgitter ungehindert bewegen. Die Messungen des pulmocutanen Wasserverlustes erfolgten in verschiedenen Temperaturbereichen. In einer mehrere Wochen dauernden Versuchsperiode erhielten die Tanreks bestimmte Futtermengen mit oder ohne Trinkwasser. Ihre Gewichtskurve sollte Aufschluß über den Wasserhaushalt unter Trockenbedingungen ergeben. Auf Einzelheiten der Methode wird an entsprechender Stelle genauer eingegangen (Abkürzungen: KT = Körpertemperatur, UT = Umgebungstemperatur).

## Ergebnisse

### Wasserverluste durch den Urin

Die Niere von *Echinops* hat eine ungelappte Oberfläche und eine auffallend lange Papille (Abb. 1). An die verhältnismäßig schmale Rindenschicht (ca. 1,7 mm) schließt sich eine breite Markzone an. Die Maße von 4 in Bouin fixierten Nieren (l × b × h) betragen im Mittel 13,7 × 7,9 × 9,1 mm. Die danach errechnete Nierengröße (SPERBER 1944) beträgt 9,95 mm. Die gesamte Marklänge in den histologischen Schnitten (Schrumpfung ca. 20 %) liegt im Durchschnitt bei 6,5 mm. Danach ergibt sich eine relative Marklänge von 6,53 (Abb. 1). Durch Wechsel der Diät (mit und ohne Trinkwasser) wurde die Leistungsfähigkeit der Nieren und die Verteilung der Elektrolyte

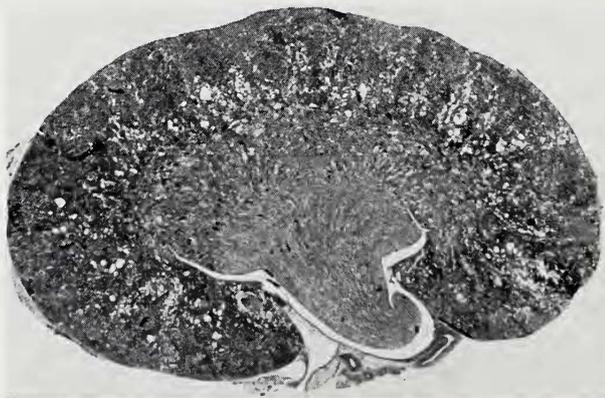


Abb. 1. Medianer Längsschnitt durch die Niere von *Echinops telfairi*

Tabelle 1

Maximale und minimale Urinkonzentrationen bei Mehlwurmdiät  
ohne und mit Trinkwasser  
aus 73 Einzelmessungen

Tier Nr.	max. Gefrierp. Erniedrigung °C	osmol/l	min. Gefrierp. Erniedrigung °C	osmol/l
1	— 8,88	4,78	— 1,10	0,59
2	— 8,80	4,77	— 3,71 +	2,00 <sup>1</sup>
3	— 8,72	4,69	— 1,66	0,89
4	— 8,16	4,39	— 1,18	0,64

<sup>1</sup> Dieser Wert wurde bei den weiteren Berechnungen nicht berücksichtigt, da der Tanrek während der gesamten Versuchsperiode Trinkwasser verweigerte.

sowie der Harnstoffgehalt im Urin untersucht. In Tab. 1 sind die bei Mehlwurmdiät (ohne Trinkwasser) ermittelten höchsten Konzentrationen sowie die bei Mehlwurmdiät (mit Trinkwasser ad lib.) ermittelten niedrigsten Konzentrationen dargestellt.

Die bei allen 4 Tieren ermittelte durchschnittliche höchste *Harnstoffkonzentration* bei Mehlwurmdiät ohne Trinkwasser betrug 1606 mM/l, die durchschnittliche niedrigste Konzentration bei Mehlwurmdiät mit Trinkwasser ad lib. nur 240 mM/l (44 Urinproben).

Der *Elektrolytgehalt* des Urins zeigt große individuelle Unterschiede. Tier Nr. 3 erreichte nach Wasserentzug bei Mehlwurmdiät eine maximale Na<sup>+</sup> Konzentration von 240 mval/l. An der Gesamtosmolarität ist Na<sup>+</sup> mit 10,7 % beteiligt. Die höchste K<sup>+</sup> Konzentration nach Wasserentzug betrug 205 mval/l (Tier Nr. 2); dies entspricht bis 27 % der Gesamtosmolarität. Die Konzentration an Ca<sup>++</sup> blieb unter allen Ernährungsbedingungen niedrig (0,7–3,2 mval/l). Die höchste Cl<sup>-</sup> Konzentration erreichte Tier Nr. 3 mit 243 mval/l nach Wasserentzug. Der mittlere pH des Urins betrug 6,0 (Extreme bei verschiedenen Diätformen 5,0–9,3).

Die täglich abgegebenen *Urinmengen* schwanken ebenfalls individuell sehr stark. Tier Nr. 1 erreichte in einer Diurese (ausschließlich Früchteernährung und Trinkwasser) den Höchstwert von 11,3 ml/24 h. Das gleiche Tier schränkte die Urinabgabe bei Trinkwasserentzug auf 0,8 ml/24 h ein. Tier Nr. 2, das wochenlang Trinkwasser verweigerte, produzierte tägliche Urinmengen bis zu maximal 4,5 ml. Im Mittel betrug die Urinmengen bei Trockendiät (nur Mehlwürmer) 2,0 ml/Tag, mit Trinkwasser ad lib. 2,8 ml.

#### Wasserverluste durch den Kot

Die täglich abgegebene Menge an Kot schwankt bei Mehlwurmdiät (mit und ohne Trinkwasser) zwischen 0,53–2,59 g und beträgt im Mittel 0,70 g (44 Proben). Der durchschnittliche Wassergehalt liegt während der Mehlwurmdiät mit Trinkwasser bei 67,2 % und nach Trinkwasserentzug bei 65 %. Es besteht somit kein wesentlicher Unterschied.

#### Der pulmocutane Wasserverlust

Der pulmocutane Wasserverlust wurde zunächst in einstündigen Versuchen bei Umgebungstemperaturen zwischen 19–35° C ermittelt. Alle Messungen erfolgten in der täglichen Ruhephase. Die Versuchstiere wurden aus den Laborkäfigen entnommen (UT 22–24° C) und in die Atmungskammer gebracht. Mit wenigen Ausnahmen paß-

ten sich die Tanreks sofort der neuen Umgebungstemperatur an und senkten bzw. steigerten ihre Körpertemperatur entsprechend der Umgebungstemperatur auf das jeweils niedrigste Schlafniveau. Nur in zwei Versuchen wurden die Tanreks aktiv. Umgebungstemperaturen zwischen 19–25° C entsprechen etwa den Umgebungstemperaturen in unterirdischen Bauten. Erwartungsgemäß stellte sich in diesem Bereich ein sehr niedriger Ruhe-Stoffwechsel ein. Bezogen auf den O<sub>2</sub>-Verbrauch liegen die pulmocutanen Wasserverluste bei den niedrigen Schlaftemperaturen sehr hoch, was auf eine hohe Verdunstungsrate durch die Haut schließen läßt (Vortrocknung der Atmungsluft bis 30%). Berechnet man aber die tatsächlichen Wasserverluste in g/Tag oder in % des Körpergewichtes, so werden die Unterschiede bei hohen und tiefen Körpertemperaturen (bzw. Umgebungstemperaturen) drastisch. Ein Anstieg der Körpertemperatur von 20–31° C führt mindestens zu einer Verdoppelung des pulmocutanen Wasserverlustes. Bei 33° Körpertemperatur wurde einer der Tanreks unruhig; er gab seine typische Schlafstellung auf und fing an, die Vorderpfoten und die Flanken einzuspeicheln. Ohne größere Bewegungsaktivität stieg daraufhin der Wasserverlust auf das 6fache des niedrigsten Wertes an. In Tab. 2 sind die Ergebnisse von 17 Versuchen dargestellt.

Um weiteren Aufschluß über den pulmocutanen Wasserverlust eines ganzen Hunger- und Dursttages zu erhalten, haben wir die Messungen auf 24 Stunden ausgedehnt. Die Tanreks erhielten weder Futter noch Trinkwasser. In der Regel verhielten sie sich unter diesen Bedingungen bis zu 14 Stunden völlig ruhig (Schlaftorpor bei 26° C Körpertemperatur) und blieben bis zu 8 Stunden wach. Da sie kein Futter vorfanden, war ihre Bewegungsaktivität gering. Der O<sub>2</sub>-Verbrauch erreichte ebenfalls nicht die aus früheren Versuchen bekannten Maximalwerte. Er wurde nach der Registrierung stundenweise für den ganzen Tag berechnet und betrug: 8,82 ml/g (Maximum 1,07 ml/g/h in der Wachphase und Minimum 0,14 ml/g/h im Torpor). Die Messung des pulmocutanen Wasserverlustes ergab in 24 Stunden nur 1,494 g H<sub>2</sub>O oder 1,1 % des Körpergewichtes. Bezogen auf einen mittleren O<sub>2</sub>-Verbrauch von 0,367 ml/g/h (KT 26°) ergibt sich ein pulmocutaner Wasserverlust von 1,25 mg H<sub>2</sub>O/ml O<sub>2</sub>. Die realen pulmocutanen Wasserverluste der Tanreks liegen somit pro Tag bei anhaltenden Torporperioden (oder geringer Aktivität) und bei Umgebungstemperaturen zwischen 19–35° C zwischen 0,5–3 % des Körpergewichtes.

Tabelle 2

**Pulmocutaner Wasserverlust im Zusammenhang mit dem O<sub>2</sub>-Verbrauch bei verschiedenen Körpertemperaturen (KT) und entsprechenden Umgebungstemperaturen**

Die Körpertemperatur wurde in der Achselhöhle mit einem Thermistor gemessen. PC = pulmocutaner Wasserverlust

KT °C	O <sub>2</sub> -Verbrauch ml/g/h	PC in mg H <sub>2</sub> O/ ml O <sub>2</sub>	PC/Tag in mg (Mittel und Extreme)	PC/Tag in % d. Körper- gewichtes	n
19—23 Lethargie	0,118	1,67	1063 (1752—504)	0,48	8
30—33 in Schlaf	0,318	1,26	2150 (2640—1772)	0,96	7
30—33 mäßig aktiv	0,807	1,17	5256 (6648—3864)	2,36	2

Die Unterschiede zwischen der Körpertemperatur und der Umgebungstemperatur waren meist geringer als 1° C

## Ernährung — Wassergewinn und Wasserverluste

Die von *Echinops* täglich aufgenommene Futter- und Trinkwassermenge schwankt sehr stark; sie hängt von dem jeweiligen Fettdepot und der Länge der Torporperioden ab. Die Gewichtskurven sind dementsprechend unregelmäßig. In Tab. 3 haben wir die im Verlaufe einer Versuchsperiode ermittelten maximalen Futter- und Trinkwassermengen für alle 4 Versuchstiere zusammengestellt. Durchschnittlich beträgt die maximale Nahrungsaufnahme in 24 Stunden bei Mehlwurmdiat 6,18 % und bei Bananendiat 9,5 % des Körpergewichtes. Die Versuche zeigten, daß die Tanreks unter diesen optimalen Ernährungsbedingungen auch beträchtliche Trinkwassermengen zu sich nehmen.

Zur Deckung des gesamten Wasserbedarfes steht neben dem Trinkwasser der Wassergewinn aus der festen Nahrung bereit. Bei der Mehlwurmdiat besteht er aus dem Anteil an chemisch nicht gebundenen Wasser (59,7 %) sowie aus dem Oxydationswasser, das beim Abbau der Nahrungsstoffe entsteht. In mehrtägigen Versuchsperioden prüfen wir den Wassergewinn bei Mehlwurmdiat sowie die gleichzeitig auftretenden Wasserverluste durch Urin und Kot. In Tab. 4 sind die Ergebnisse zusammen-

Tabelle 3

Maximale Futter- und Trinkwassermengen von 4 Versuchstieren im Verlaufe einer Versuchsperiode

Tier-Nr.	Maximale Futtermenge			Maximale Trinkwassermenge (ad lib.)		
	M (g)	Kg (g)	% d. Kg	ml H <sub>2</sub> O	Kg (g)	% d. Kg
1	14,2	199	7,1	18,0	181	10
2	11,9	189	3,6	(verweigert Trinkwasser)		
3	11,5	212	5,4	10,0	208	4,8
4	9,5	161	5,9	10,8	155	6,9
	B (g)					
1	15,7	191	8,4			
4	18,3	170	10,6			

M = Mehlwürmer; B = Bananen; Kg = Körpergewicht

Tabelle 4

Wassergewinn und Wasserverluste bei Mehlwurmdiat mit und ohne Trinkwasser  
Mittelwerte der täglichen Messungen

Tier Nr.	Futtermenge in g	Wassergewinn				Wasserverluste		Vers.-Dauer Tage
		freies Wasser ml	Oxydat. Wasser ml	Trinkwasser ml	Gesamt ml	Urin ml	Kot ml	
1	11,3	5,33	3,14	—	8,47	2,05	0,56	3
	8,5	4,19	2,34	9,1	15,63	4,45	0,60	9
2	13,8	5,38	3,95	—	9,33	2,24	0,74	21
	12,1	4,41	3,48	—	7,89	2,78	0,84	6
3	6,9	3,24	1,57	5,7	10,51	2,47	0,74	6
	10,4	4,40	2,86	—	7,26	1,34	0,57	6
4	8,9	4,20	2,46	4,7	11,36	2,60	0,58	7

Tabelle 5

Wassergewinn und Wasserverluste bei Bananendiät und im Hungerzustand  
Berechnung nach Documenta Geigy 1960

Tier Nr.	Futter- menge in g	Wassergewinn				Wasserverluste		Vers.- Dauer Tage
		freies Wasser ml	Oxydat. Wasser ml	Trink- wasser ml	Gesamt in ml	Urin ml	Kot ml	
4	11,45	8,60	1,99	—	10,59	1,42	0,35	14
	7,9	5,93	1,37	1,45	8,75	2,80	0,66	5
2	—	—	—	—	—	1,06	0,26	17
3	—	—	—	1,73	1,73	1,55	0,10	12

gefaßt. Die Berechnung des Wassergehaltes von Mehlwürmern erfolgte nach einer Analyse von VOGEL (1969).

Die tägliche Gewichtskontrolle ergab nach dem Trinkwasserentzug nur bei Versuchstier Nr. 1 einen erheblichen Gewichtsverlust. Alle anderen hielten ihr Körpergewicht während der Versuchsperioden weitgehend konstant. Nach dem Verlauf der Gewichtskurven kann bei den 3 Tanreks auf eine ausgeglichene Wasserbilanz geschlossen werden.

In einer zweiten Versuchsserie wurde der Einfluß einer Bananendiät (mit und ohne Trinkwasser) sowie einer mehrtägigen Hungerperiode (mit und ohne Trinkwasser) auf das Körpergewicht geprüft. In Tab. 5 sind die Futtermengen, Wassergewinn und Wasserverluste durch Urin und Kot zusammengefaßt.

Alle Versuche mit Bananendiät (mit und ohne Trinkwasser) führten zu einem langsamen Rückgang des Körpergewichtes, obwohl die zur Verfügung stehende Wassermenge für die Wasserbilanz sicherlich ausreichend war. Bananen sind somit keine vollwertige Nahrung für die Tanreks.

Im Hungerzustand sank das Körpergewicht bei Tier Nr. 2 nach 17 Tagen von 215 auf 190 g, bei Tier Nr. 3 von 195 auf 175 g. Auch im Hungerzustand können die Tanreks somit noch eine begrenzte Zeit ohne Trinkwasser auskommen.

Der Ausgleich des Wasserhaushaltes ist jedoch nur möglich, solange die Wasserverluste durch Urin und Kot sowie die pulmocutanen Verluste durch den Wassergewinn voll gedeckt werden. Dies kann unter Trockenbedingungen nur dann gelingen, wenn eine größere Nahrungsmenge aufgenommen wird. Zur Deckung der in den vorausgehenden Versuchen ermittelten Gesamtwasserverluste (Urin und Kot unter Trockenbedingungen ca. 2,2 ml und pulmocutaner Wasserverlust ca. 1,5 ml/24 Std.) von mindestens 3,7 ml/Tag müßte eine Menge von ca. 5 g frischen Mehlwürmern gerade noch ausreichen. Sinkt die aufgenommene Nahrungsmenge darunter, so werden die Wasserverluste größer als die Einnahmen und das Körpergewicht muß absinken. In einem abschließenden Versuch sollte deshalb geprüft werden, ob und wie lange die Tanreks ihren Wasserbedarf allein aus der Insektennahrung decken können. Für diesen Versuch verwendeten wir 2 Tiere, die nach optimaler Fütterung (Mischfutter und Trinkwasser ad lib.) über 10 Tage nahezu konstante Körpergewichte aufwiesen. Beide Tanreks erhielten anschließend nur noch abgewogene Mengen von Mehlwürmern und Wüstenheuschrecken (Haltungstemperatur 20–28° C, rel. Feuchte 40–60 %, Normaltag). In Abb. 2 ist der Versuch mit Tier Nr. 1 graphisch dargestellt.

Schon in den ersten Tagen erfolgte ein Gewichtsrückgang. Nach dem 5. Versuchstag stabilisierte sich das Gewicht wieder bis etwa zum 16. Tag. Bis zu diesem Tag war der Nahrungskonsum sehr groß (> 10 g), so daß der Wasserbedarf bei vermin-

dertem Körpergewicht voll gedeckt werden konnte. Nach dem 16. Tag verloren die Tiere jedoch zunehmend an Appetit und ihre Nahrungsmengen wurden ständig kleiner. Das Körpergewicht fiel erneut. Am 31. Tag der Austrocknungsperiode haben wir den Versuch abgebrochen. Beide Versuchstiere waren stark abgemagert und konnten sich nicht mehr normal bewegen (Gewichtsverluste 14,8 und 24,5 % des Anfangsgewichtes). Nun wurde die Zeitspanne geprüft, die nötig ist, um während der Rehydration das ursprüngliche Körpergewicht wieder zu erlangen. Trinkwasser wurde in abgewogenen Mengen ad lib. angeboten und die Tiere vor und nach dem Trinken

gewogen. Schon beim ersten Angebot trank das Tier Nr. 1 (Abb. 3) 13 ml in wenigen Minuten. Auch an den folgenden Tagen wurden in erstaunlich kurzer Zeit (je eine ununterbrochene Trinkperiode) zwischen 7–15 ml Wasser getrunken. Gleichzeitig stieg der Appetit der Tiere. Innerhalb von 15 Tagen erreichte das Körpergewicht wieder das Niveau des Ausgangswertes.

Vom 46. Versuchstag an wurde erneut das Trinkwasser entzogen, diesmal aber neben der abgewogenen Menge an Insekten gleichzeitig Mischfutter aus frischem Obst angeboten. Die Tanreks nahmen das Mischfutter gierig als Wasserersatz und verzehrten täglich ca. 75 % der angebotenen Menge. Eine Wägung war wegen der Austrocknung der Früchte im Verlaufe des Tages nicht möglich. Das Körpergewicht stieg unter diesen Bedingungen weiter an und überschritt sogar noch das Anfangsgewicht.

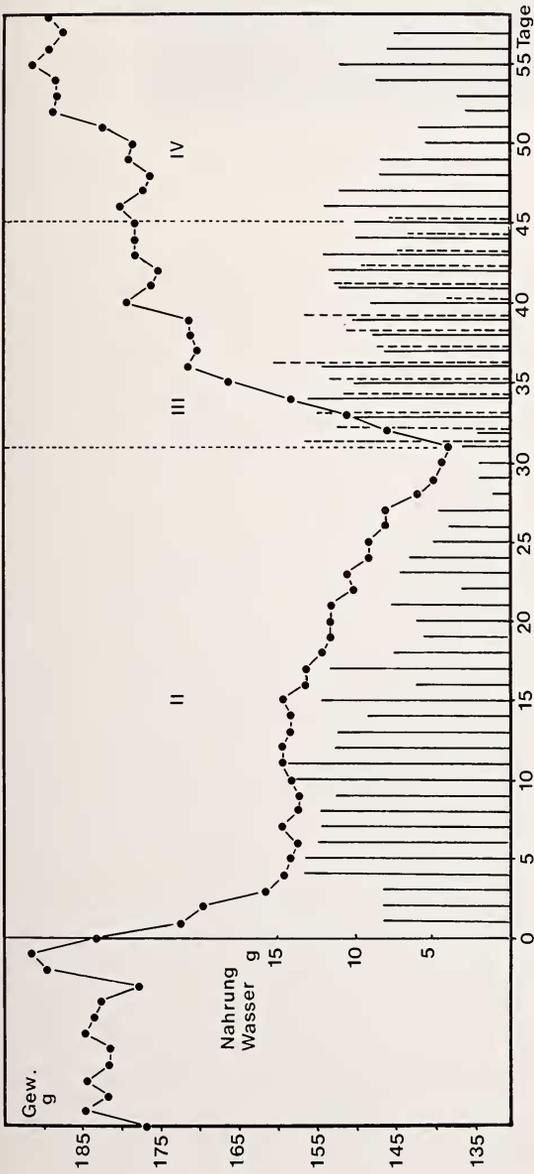


Abb. 2. Austrocknung und Rehydration eines Igel-Tanreks (58 Tage): I—IV Versuchsperioden; I Mischfutter-Ernährung mit Trinkwasser; II Ernährung mit Mehlwürmern und Heuschrecken ohne Trinkwasser; Nahrungsmengen als senkrechte Säulen; III Rehydration; Insektennahrung und Trinkwasser ad lib.; Trinkwassermengen als gestrichelte Säulen; IV Mischfutter (Früchte und Insekten); nur die Insektenmenge als senkrechte Säulen. Abkürzungen: Gew. = Körpergewicht in g



Abb. 3. Unmittelbar nach der Austrocknungsperiode trinkt der abgemagerte Tanrek auf einmal bis zu 10 % seines Körpergewichtes.

### Diskussion

Die nächtliche Lebensweise der Tanreks macht den Einsatz von Körperwasser zur Verdunstungskühlung unnötig. Temperaturregulation und Wasserhaushalt sind dadurch weitgehend entkoppelt. Der eigentliche Streßfaktor ist die Trockenheit des Lebensraumes. Aus diesem Grunde müssen Lebensweise und Organfunktion auf äußerster Sparsamkeit mit Wasser eingerichtet sein. Ein Vergleich mit anderen Wüstentieren (Zusammenfassungen bei SCHMIDT-NIELSEN 1964; CHEW 1965; BARTHOLOMEW und DAWSON 1968; MAC MILLEN 1972; DAWSON 1973; HUDSON 1973; BORUT und SHKOLNIK 1974) soll den Anpassungsgrad dieser wahrscheinlich ältesten Vertreter der Insektivoren zeigen.

1. Viele der nächtlich und unterirdisch lebenden Säugetiere der Wüste besitzen die Fähigkeit, stark konzentrierten Urin zu produzieren und dadurch die für die Exkretion notwendige Wassermenge drastisch zu reduzieren. Die histologische Untersuchung der Tanrek-Niere zeigte eine bis zum Ureter reichende Papille. Nach der errechneten relativen Marklänge (6,5) müßte die Konzentrierungsleistung noch erheblich besser sein als bei Hunden, Katzen oder Ratten. Die nach Trinkwasserentzug ermittelte maximale Urinkonzentration von 4654 mosm/l entspricht dieser Nierenstruktur; sie wird noch von einigen Wüstennagetieren und vom Wüstenigel (*Hemichinus auritus*) übertroffen (CHEW 1965; MAC MILLEN 1972; BORUT und SHKOLNIK 1974). Versuche, in denen die Tanreks Trinkwasser und Früchte ad lib. erhielten, zeigten auch die Fähigkeit, einen sehr stark verdünnten Urin zu produzieren (591 mosm/l). Die Konzentration der Elektrolyte folgte im wesentlichen der Gesamtkonzentration des Urins. Die Konzentrierung von Harnstoff nach ausschließlicher Insektenernährung entspricht mit 1606 mM fast genau der Nierenleistung insektivorer Fledermäuse (CARPENTER 1969); im gleichen Bereich liegt die Harnstoffkonzentration der in den nordamerikanischen Wüsten lebenden insektivoren Grasshopper mouse (SCHMIDT-NIELSEN und HAINES 1964) und einiger anderer Wüstennagetiere (MAC-MILLEN 1972), die jedoch nicht vom Trinkwasser bzw. frischer pflanzlicher Nahrung unabhängig geworden sind. In keinem Falle erreichten die Tanreks die von Wüstenspringmäusen (SCHMIDT-NIELSEN et al. 1948) erzielten extremen Harnstoffkonzentrationen von 3840 mM. Der Wassergehalt des Kotes von *Echinops* entspricht auch bei Trinkwasserentzug dem von anderen Kleinsäugetieren (65–67 %). Hier liegt keine Anpassung an die Trockenbedingungen vor.

2. Die an die Lebensbedingungen der Wüste hervorragend angepaßten Springmäuse der Familie Heteromyidae schränken ihren Wasserverlust auch über die Atemwege ein (SCHMIDT-NIELSEN et al. 1970; CHURCH 1969). Sie erreichen dies durch einen Gegenstrom-Wärmeaustauschmechanismus in den Schleimhäuten der Nasenhöhle. Der pulmocutane Wasserverlust von *Echinops* ist dagegen besonders groß (1,26 mg H<sub>2</sub>O/ml O<sub>2</sub> bei Körpertemperaturen von 30–33° C und einem Ruhestoffwechsel von 0,318 ml O<sub>2</sub>/g/h); er übertrifft noch die entsprechenden Werte von Ratten. Von einer Anpassung an die Trockenbedingungen kann keine Rede sein. Eine Sparmaßnahme zeigt sich aber, sobald die Tanreks in ihre tägliche Lethargie verfallen und ihre KT bis auf das Niveau der UT im Schlafquartier senken. Während der Lethargieperiode (KT ca. 22° C) sinkt der pulmocutane Wasserverlust mengenmäßig um mindestens 50 %, oftmals noch erheblich tiefer. In gleicher Weise erniedrigen auch die nordamerikanischen Kaktusmäuse (*Peromyscus eremicus*), die während der Sommermonate in Ästivation übergehen, ihre Wasserverluste (MAC MILLEN 1965). Eine erhebliche Verminderung des pulmocutanen Wasserverlustes von *Echinops* während der Dauerlethargie in der Trockenzeit liegt auf der Hand. Die Fähigkeit der Tanreks den Sollwert der Körpertemperatur unter bestimmten Bedingungen der Umgebungstemperatur anzugleichen und nur während der Aktivitätsphase eine mäßig hohe Körpertemperatur bzw. Stoffwechsel anzusteuern, kann als eine Voraussetzung für das Eindringen in Trockengebiete gedeutet werden. Den physiologischen Funktionen wurde erst später der örtliche circadiane und jahreszeitliche Rhythmus aufgeprägt. Eine Parallele bietet sich in der Deutung des Winterschlafes der Chiropteren an (KULZER 1970, 1973).

3. In Beziehung zu den Wassersparmaßnahmen steht auch die Fähigkeit, einen hohen Grad an Austrocknung des Körpers zu überleben und eventuell den Wasserhaushalt mit dem Wassergewinn aus der festen Nahrung im Gleichgewicht zu halten. Verschiedene Nagetiere (Zusammenfassung bei BORUT und SHKOLNIK 1974) überleben monatelange Trockenzeiten; sie benötigen weder Trinkwasser noch frische pflanzliche Kost. Sie säugen ihre Jungen ohne jemals selbst Trinkwasser aufgenommen zu haben (KULZER 1972). Der Nachweis, daß auch carnivore und insektivore Wüstennagetiere ohne Trinkwasser ihren Wasserhaushalt im Gleichgewicht erhalten können, gelang SCHMIDT-NIELSEN und HAINES (1964) bei *Onychomys torridus*. Hier reichte der hohe Wassergehalt von frischem Lebergewebe aus, um das Körpergewicht über 2 Wochen konstant zu erhalten. Wurde der Wassergehalt der Nahrung vermindert, erfolgte sofort ein Gewichtsrückgang. Auf die großen und periodischen Gewichtsschwankungen von *Echinops* hat bereits HERTER (1963) hingewiesen. Im Verlaufe von Austrocknungsperioden nahmen unsere Tanreks in der Regel an Gewicht ab. Einige Tage nach dem Trinkwasserentzug folgte jedoch meist eine Gewichtsstabilisierung, bis der Appetit auf Mehlwürmer und Heuschrecken nachließ. Von diesem Zeitpunkt an war auch der Wasserhaushalt gestört. Nach etwa einem Monat Trinkwasserentzug und ausschließlicher Insektenernährung verloren 2 Tanreks bis zu 25 % ihres Anfangsgewichtes (Anfangsgewichte lagen unter dem Maximalgewicht der Art). Ihr Zustand erschien so kritisch, daß wir erneut Trinkwasser anboten. Die Austrocknungstoleranz der Tanreks ist somit geringer als die von verschiedenen Wüstennagetieren (MC-MANUS 1972). Im Anschluß an eine Durstperiode tranken die Tanreks jedoch in wenigen Minuten erneut eine große Wassermenge (bis zu 18 ml oder 10 % ihres Körpergewichtes). Der Appetit stieg erneut, so daß nach einigen Tagen auch das Körpergewicht wieder steil anstieg. Es gibt hierfür nur wenige Vergleichswerte: die Wüstenspringmaus *Jaculus jaculus* trinkt nach einer Trockenperiode in wenigen Minuten 4–5 % des Körpergewichtes; die Stachelmäuse *Acomys cahirinus* und *A. russatus* entsprechen dem Igel-Tanrek mit 11,4 und 9,3 % ihres Körpergewichtes (BORUT

und SHKOLNIK 1974; SHKOLNIK und BORUT 1969). Tiere, die auf Trinkwasser oder auf frisches pflanzliches Nahrungsmaterial nicht verzichten können, die aber in der Lage sind, rasch eine große Wassermenge aufzunehmen und damit wieder in sparsamer Weise umzugehen, können auch in Trockengebieten zeitweilig überleben. Für *Echinops* reicht dann eine tägliche Mehlwurmmenge von 6–10 % des Körpergewichtes (ca. 140 Mehlwürmer) und der entsprechende Wassergewinn zur Deckung der Wasserverluste unter den Laborbedingungen zunächst aus. Eine kritische Periode tritt jedoch ein, wenn die tägliche Nahrungsmenge unter ca. 3 % des Körpergewichtes abfällt. Das Gewicht der Tiere sinkt dann rasch ab. Eine kurzfristige Trinkwasserzufuhr, aber auch der hohe Wassergehalt von Früchtenahrung genügen, um schon nach wenigen Tagen einen erneuten Trinkwasserentzug zu überleben.

Der kleine Igel-Tanrek zeigt somit zwar einen Komplex von spezifischen Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen, die im Dienste seines angespannten Wasserhaushaltes stehen, seine physiologische Adaptation an den trockenen Lebensraum entspricht aber noch nicht dem Grad der Anpassung der unter extremen Trockenbedingungen lebenden Wüstennagetiere. Sie reicht noch nicht aus, um den Wasserhaushalt von der Zufuhr von Trinkwasser oder wasserreicher pflanzlicher Nahrung gänzlich unabhängig zu gestalten.

#### Zusammenfassung

Untersucht wurde die Nierenstruktur, der Wasserhaushalt und die Frage, ob und wie lange der kleine Igel-Tanrek (*Echinops telfairi*) bei Insektenernährung sein Wassergleichgewicht erhalten kann. Die Größe der Tanrek-Niere beträgt 9,55 mm, die relative Marklänge 6,5. Die bei Insekten diät (Mehlwürmer und Heuschrecken) ohne Trinkwasser erzielte höchste Urinkonzentration beträgt 4780 mosm/l, die höchste Harnstoffkonzentration 1606 mM/l. Unter Trockenbedingungen steigt die Konzentration der Elektrolyte ( $\text{Na}^+$  240  $\text{K}^+$  250 und  $\text{Cl}^-$  243 mval/l). Der pH des Urins schwankt zwischen 5,0–9,3. Die Urinmenge sinkt bei Trinkwasserentzug bis auf 0,8 ml/Tag; bei Trinkwasser ad lib. steigt sie bis 11,3 ml/Tag. Die täglichen Wasserverluste mit dem Kot liegen zwischen 65–67 % des Frischgewichtes. Der pulmocutane Wasserverlust beträgt bei Körpertemperaturen von 30–33° und entsprechender Umgebungstemperatur im Durchschnitt 1,26 mg  $\text{H}_2\text{O}/\text{ml O}_2$  (mittlerer  $\text{O}_2$ -Verbrauch 0,318 ml/g/h); dies entspricht 0,96 % des Körpergewichtes/Tag. In tiefer Schlaflethargie (Körpertemperaturen 19–23°) wird die Menge des pulmocutanen Wasserverlustes mindestens halbiert (0,48 % des Körpergewichtes/Tag). Bei nur mäßig aktiven Tanreks steigt der pulmocutane Wasserverlust bereits sechsfach an. Die von *Echinops* täglich aufgenommene Futter- und Trinkwassermenge schwankt erheblich. Optimale Nahrungsmengen liegen bei 6,18 % des Körpergewichtes/Tag (Mehlwurmdiät) bzw. 9,5 % (Bananendiät). Der Wassergewinn aus der Nahrung/Tag (mit oder ohne Trinkwasser) variiert zwischen 7–15 ml. Die Wasserverluste (Urin, Kot, pulmocutan) sind bei dieser Nahrungsmenge selbst bei Trinkwasserentzug mindestens einige Tage geringer als der Wassergewinn; das Körpergewicht der Tanreks bleibt konstant oder steigt sogar noch an. Bananendiät reicht über längere Zeit nicht als vollwertige Nahrung aus. Im Hungerzustand können die Tanreks mit geringen täglichen Gewichtsverlusten mindestens zwei Wochen überleben. Bei optimaler Ernährung mit Insekten (ohne Trinkwasser) sinkt nach wenigen Tagen das Körpergewicht; es stabilisiert sich aber wieder bis mindestens zum 16. Tag. Der Wasserhaushalt bleibt bis zu diesem Zeitpunkt im Gleichgewicht. Erst wenn der Appetit nachläßt, sinkt auch das Körpergewicht (um ca. 25 % des Anfangsgewichtes). Unmittelbar nach einer Austrocknungsperiode trinken die Tanreks bis zu 18 ml Wasser (10 % ihres Körpergewichtes). Ihre Rehydratation gelingt in wenigen Tagen. Trotz der spezifischen Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen erreichen die zu den primitivsten Insektivoren zählenden Igel-Tanreks noch nicht den Anpassungsgrad der unter extremen Trockenbedingungen lebenden Wüstennagetiere.

#### Summary

##### *Water economy in the small hedgehog tenrec, Echinops telfairi (Martin)*

Renal structure and water relations in the tenrec *Echinops telfairi* from Madagascar were studied. The mean kidney size is 9.55 mm, the factor of relative medullary thickness is 6.5.

The maximum urine concentration (4780 mosm/l) was measured during a diet of mealworms (*Tenebrio*) and desert locusts (*Schistocerca*) without drinking water. The maximum urea concentration was 1606 mM/l. During a period of dehydration the concentrations in urinary electrolytes rose ( $\text{Na}^+$  240,  $\text{K}^+$  205,  $\text{Cl}^-$  243 mval/l). The pH varied between 5.0—9.3. During dehydration the urine volume decreased to 0.8 ml/day and rose to 11.3 ml/day with drinking ad lib. The fecal water loss was 65—67% of fresh weight of faeces. The mean pulmocutaneous water loss at body temperatures from 30—33°C amounted to 1.26 mg/ml  $\text{O}_2$  (mean oxygen consumption 0.318 ml/g/h), which is equivalent to 0.96% of body weight/day. During the circadian lethargy ( $T_b$  19 — 23°C) the quantity of pulmocutaneous water loss was less than 0.5% of body weight/day. In active tenrecs it rose at least sixfold above the loss of lethargic animals. The daily quantity of food and drinking water varied considerably. Optimal quantities correspond to 6.2% of body weight with insect diet and 9.5% with banana diet. The gain of water/day varied between 7—15 ml. The water loss/day during optimal conditions (excluding drinking water) was less than the gain. The body weight remained constant or even increased. A diet of bananas did not provide the food requirements for a long time. During a period of starvation the tenrecs survived at least two weeks with small daily weight loss. A diet of insects finally led to strong dehydration. After an initial decrease, body weight was stabilized for about 16 days. When the tenrec lost appetite the body weight decreased by an amount of 25% of initial weight. Immediately after dehydration the tenrecs were able to drink 18 ml or 10% of their body weight. For rehydration only a few days were required. The tenrec, which is one of the most primitive Insectivores does not reach the degree of adaptation of typical desert rodents inspite of many specific behavioural and physiological reactions.

#### Literatur

- BARTHOLOMEW, G. A.; DAWSON, W. R. (1968): Temperature regulation in desert mammals. In: BROWN, G. W. Jr. (Ed.), Desert Biology. Vol. I. New York, London: Academic Press.
- BORUT, A.; SHKOLNIK, A. (1974): Physiological adaptations to the desert environment. In: GUYTON, A. C.; HORROBIN, D. (Ed.), Vol. ed. ROBERTSHAW. (Ed.). MTP Intern. Rev. of Science, Environmental Physiology, Physiol. ser. One, Vol. 7. London, Baltimore: Butterworth Univers. Park Press.
- CARPENTER, R. E. (1969): Structure and function of the kidney and the water balance of desert bats. *Physiol. Zool.* 42, 288—302.
- CHEW, R. M. (1965): Water metabolism of mammals. In: MAYER, W.; GELDER, R. VAN, Physiological Mammalogy II, Mammalian reactions to stressful environments. New York, London: Academic Press.
- CHURCH, R. L. (1969): Evaporative water loss and gross effects of water deprivation in the kangaroo rat, *Dipodomys venustus*. *J. Mammal.* 50, 514—523.
- DAWSON, T. J. (1973): Primitive mammals. In: WHITTOW, G. C. (Ed.), Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. III, Special Aspects of thermoregulation. New York, London: Academic Press.
- GOULD, E.; EISENBERG, J. F. (1966): Notes on the biology of the Tenrecidae. *J. Mammal.* 47, 660—686.
- HERTER, K. (1962a): Über die Borstenigel von Madagaskar (Tenrecinae). *Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (N. F.)* 2, 5—37.
- (1962b): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae). 1. Über Temperaturregulierung und Aktivitätsrhythmus bei dem Igeltanrek *Echinops telfairi* Martin. *Zool. Beitr. (N. F.)* 7, 239—292.
- (1963): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae), 2. Über das Verhalten und die Lebensweise des Igeltanreks *Echinops telfairi* Martin in Gefangenschaft. *Zool. Beitr.* 8, 125—165.
- HILDWEIN, G. (1964): La dépense d'énergie minimale de deux Insectivores de Madagascar en hibernation profonde au cours de l'été boréal. *C. R. Acad. Sc. Paris* 259, 2009—2011.
- (1970): Capacités thermorégulatrices d'un mammifère insectivore primitif, le Tenrec; Leurs variations saisonnières. *Arch. Sci. Physiol.* 24, 55—71.
- HUDSON, J. W.; BARTHOLOMEW, G. A. (1964): Terrestrial animals in dry heat: estivators. In: DILL, D. B. (Ed.), *Handb. Physiol. Sec. 4, Adaptation to the environment.* 541—550. Washington, D. C.: Amer. Physiol. Society.
- (1973): Torpidity in Mammals. In: WHITTOW, G. C. (Ed.), *Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. III, Special aspects of thermoregulation.* New York, London: Academic Press.

- KAYSER, CH. (1961): The physiology of natural hibernation. Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press.
- KULZER, E.; NELSON, J. E.; MCKEAN, J. L.; MÖHRES, F. P. (1970): Untersuchungen über die Temperaturregulation australischer Fledermäuse (Microchiroptera). Z. vergl. Physiol. 69, 426—451.
- KULZER, E. (1972): Temperaturregulation und Wasserhaushalt der Sandratte *Meriones crassus* Sund. 1842. Z. Säugetierkunde 37, 162—177.
- (1973): Winterschlaf — ein ökologisch-physiologisches Problem. Praxis der Naturwiss. 22, 29—38.
- MC MANUS, J. J. (1972): Water relations and food consumption of the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. Comp. Biochem. Physiol. 43A, 959—967.
- MAC MILLEN, R. E. (1965): Aestivation in the cactus mouse *Peromyscus cremicus*. Comp. Biochem. Physiol. 16, 227—248.
- (1972): Water economy of nocturnal desert Rodents. In: MALOIJ, G. M. O. (Ed.), Comparative Physiology of Desert Animals. Symp. Zool. soc. London No. 31, London: Acad. Press.
- MAC MILLEN, R. E.; BAUDINETTE, R. V.; LEE, A. K. (1972): Water economy and energy metabolism of the sandy inland mouse, *Leggadina hermannsburgensis*. J. Mammal. 53, 529—539.
- SCHMIDT-NIELSEN, B.; SCHMIDT-NIELSEN, K.; BROWKAW, A.; SCHNEIDERMANN, H. (1948): Water conservation in desert rodents. J. Cell. Comp. Physiol. 32, 331—360.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964): Desert animals: physiological problems of heat and water. London: Oxford Univ. Press.
- SCHMIDT-NIELSEN, K.; HAINES, H. B. (1964): Water balance in a carnivorous desert rodent, the grasshopper mouse. Physiol. Zool. 37, 259—265.
- SCHMIDT-NIELSEN, K.; HAINSWORTH, F. R.; MURRISH, D. E. (1970): Counter current heat exchange in the respiratory passages: effect on water and heat balance. Resp. Physiol. 9, 263—276.
- SCHOLL, P. (1974): Temperaturregulation beim madegassischen Igelanrek *Echinops telfairi* (Martin, 1838). J. comp. Physiol. 89, 175—195.
- SHKOLNIK, A.; BORUT, A. (1969): Temperature and water relations in two species of spiny mice (*Acomys*). J. Mammal. 50, 245—255.
- SPEERBER, J. (1944): Studies on the mammalian kidney. Zool. Bidrag fran Uppsala 22, 252 bis 431.
- VOGEL, V. B. (1969): Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Fledermäusen (*Rhinopoma*, *Rhinolophus* und *Myotis*). Z. vergl. Physiol. 64, 324—345.

*Anschrift der Verfasser:* Prof. Dr. E. KULZER und G. KOCH, Universität Tübingen, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1